LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA ¿PROCESO ORDENADO Y PROGRESIVO?

Manuel Tamayo Hurtado
Profesor titular, Facultad de Ciencias Básicas,
Universidad Católica de Maule, Casilla 617, Talca

En 2009 se han conmemorado los 200 años del nacimiento de Charles Robert Darwin (12 de febrero de 1809), los 200 años de *"Philosophie zoologique"* de Jean Lamarck (presentado el 14 de agosto de 1809), hito importante en el desarrollo de la ideas evolucionistas, y 150 años de *"On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the preservation of favoured races in the struggle for life"* (publicado el 24 de noviembre de 1859) de Charles Darwin, que llevó a la aceptación de la evolución biológica entre los científicos, pasando a ser la base de la biología actual. De modo que estamos en un momento importante para reflexionar acerca de las ideas del evolucionismo.

Un especialista en evolución, Diether Sperlich, opinó que *"Darwin fue el primero, o por lo menos el más importante, en desarrollar una teoría que demostraba que la vida había surgido gradualmente sobre la Tierra y que los seres vivos se habían desarrollado, de acuerdo con un proceso evolutivo, a partir de formas inferiores hacia formas superiores"* (Lobo, 1975: 9). Otros autores también interpretan las ideas darwinianas como indicadoras de progreso (Thoday, en Barnett *et al*. 1966; Doménech 1999), recordando que Darwin escribió: *"La selección natural obra exclusivamente mediante la conservación y acumulación de variaciones que sean provechosas en las condiciones orgánicas e inorgánicas a que cada ser está sometido en todos los períodos de su vida. El resultado final es que todo ser tiende a perfeccionarse cada vez más en relación con sus condiciones. Este perfeccionamiento conduce inevitablemente al progreso gradual de la organización del mayor número de seres vivientes en todo el mundo"* (Darwin 1977: 150).

Sin embargo, a Charles Darwin también se le ha considerado como contrario a la idea del perfeccionamiento evolutivo. Prenant (1940: 115) escribe: *"Darwin ha combatido siempre el finalismo, a despecho de lo que parezcan significar ciertas expresiones. No admitía siquiera que la evolución entrañase forzosamente un progreso y aclaró bien lo que debe entenderse por "progreso" y por "organización elevada". No se trata pues, de una "tendencia hacia lo mejor" ni nada semejante"*. De igual manera, Gould (1983: 37) opina que Darwin *"rechazaba explícitamente la común ecuación de lo que hoy en día denominamos evolución con cualquier noción de progreso"... "se sentía incómodo con la idea de progreso inevitable inherente a su significado vernáculo"*.

Efectivamente, Darwin estaba consciente de la dificultad de comparar estructuras muy diferentes de organismos pertenecientes a distintos grupos taxonómicos. El 18 de febrero de 1860 escribió una carta a Lyell en la que expresa: *"Estoy de acuerdo con Usted cuando dice que el progreso no es sino ocasional y que la regresión no es rara; solamente dudo mucho de que, en el reino animal, la regresión sea común"* (citado por Prenant, 1940: 116). En una página de un ejemplar de *Vestiges of the Natural History of Creation*, publicado anónimamente por Robert Chambers, escribió con un lápiz: *"jamás uses las palabras superior e inferior"* (Bowler 1995: 127-128). Su libro *"Expresión de las emociones en los animales y el Hombre"* iba a ser titulado originalmente *"Expresión de las emociones en el Hombre y los Animales inferiores"*, pero antes de enviarlo a la imprenta, Charles Darwin tachó el manuscrito eliminando el término *"inferiores"* (Milner 1995).

En una carta que envió a Joseph Hooker el 27 de junio de 1854, Darwin dice: *"En lo referente a la "superioridad" y a la "inferioridad" de los seres, mis ideas son eclécticas y poco claras... En la misma rama, me inclino a pensar que la forma "más elevada" es ordinariamente aquella que ha sufrido la "diferenciación morfológica" más grande a partir del embrión común o del arquetipo de la clase; pero incluso entonces, se ve uno embarazado aquí y allá (como lo ha hecho observar Milne Edwards) por un "desarrollo retrógrado" es decir, cuando el animal adulto posee órganos menos numerosos e importantes que su propio embrión... La especialización de las partes para funciones diferentes, o "la división del trabajo fisiológico" de Milne Edwards... es la mejor definición"* (reproducida por Prenant 1940: 116). En *"El Origen de las Especies"*, a continuación del párrafo mencionado precedentemente (Darwin 1977: 150), advirtió: *"Pero entramos aquí en un asunto muy intrincado, pues los naturalistas no han definido a satisfacción lo que se entiende por progreso en la organización"*.

A partir de visiones teleológicas y finalistas, en biología evolutiva suelen deslizarse conceptos subjetivos de *"orden", "dirección", "progreso", "perfección"* o *"tendencia"*, que resultan vagos en biología y llevan implícito un modelo de organismo ideal perfecto, al que tendería la evolución. Se atribuye a los organismos una tendencia evolutiva basada en la intención de mejoramiento o supervivencia (Grau y De Manuel 2002). En un estudio

realizado en Brasil (Bizzo 1994), los estudiantes consideraron a la evolución como un cambio progresivo en los rasgos, lo que interpretaron como progreso, mejoramiento y crecimiento. La evolución sería una escala, con los virus en el inicio y los seres humanos en el final. Puesto que de acuerdo con esta concepción la *"meta"* de la evolución es el surgimiento de seres humanos, opinaron que la evolución está concluida. Stephen Jay Gould ha recopilado abundante iconografía que muestra este supuesto desarrollo evolutivo unidireccional progresivo hacia el ser humano actual de raza blanca, en anuncios, chistes, historietas, incluyendo ilustraciones de libros de divulgación científica (Gould 1991).

La idea de organismos *"más evolucionados"* o *"superiores"* se encuentra con cierta frecuencia bajo distintas formas en libros de texto (González y Tamayo 2000; Querol 2001), incluso en palabras de algunos científicos. En algunos países, como Brasil, en primero y segundo grados se enseña la evolución biológica en forma cronológica a través de la serie de los vertebrados: peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, culminando con el ser humano, lo cual induce a los alumnos a concluir que el proceso ocurre linealmente en sentido inferior a superior (Bauermann *et al*. 1989), y a menudo los textos de estudio utilizan al ser humano como referente de perfección (De la Gándara y Gil 1995).

La idea de una gran cadena o *"Escala de la Naturaleza"*, derivada de la noción platónica de plenitud cósmica y de la doctrina de jerarquías de Aristóteles, convergió en la *"Gran cadena de los Seres"*, aceptada hasta el siglo XVIII. Esta idea fue desarrollada por Gottfried Wilhelm Leibniz (1646-1716), Charles Bonnet (1720-1793) y Jean Baptiste C. Robinet (1735-1820), que consideraban que una "cadena" conecta secuencialmente desde los minerales hasta el ser humano, debido a un principio activo inherente a la materia (Smith 1977; Harris 1985). Fue aceptada en Alemania por los filósofos de la escuela de la *Naturphilosophie* (Strickberger 1993), tales como Johann Gottfried von Herder (1744-1803) y Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832). En Estados Unidos, paleontólogos como Louis Agassiz (1807-1873), antievolucionista, y Edward Drinker Cope (1840-1897), lamarquista, asumieron el perfeccionamiento gradual de los seres vivos (Rudolph y Steward 1998). Para Edward D. Cope, la progresión desde formas simples a más complejas se debería a una fuerza interna en las especies, *"fuerza de crecimiento"* (*bathmism*) o *"cinogénesis"*, paralela al desarrollo embrionario, que adaptaría la morfología de los individuos a sus nuevos hábitos, y los cambios se acumularían a lo largo de las generaciones, en un proceso evolutivo dirigido linealmente (Bowler 1985). En cambio, Louis Agassiz planteaba que los organismos tienden a hacerse cada vez más complejos y mejor adaptados a su medio a lo largo del tiempo, lo que sería el resultado de sucesivas creaciones independientes y sucesivas extinciones, dentro de un plan deliberado de origen divino (Castrodeza 1988).

Las ideas acerca de la direccionalidad y del progreso evolutivo han sido ampliamente analizadas, apoyadas o cuestionadas. La existencia de una *"dirección"* en la evolución implica cambios en una secuencia lineal en relación con ciertas características. Esta idea ha estado presente, consciente o inconscientemente, en la mente de muchos evolucionistas, aunque a menudo formalmente se le haya negado. Jean Lamarck lo dijo claramente: *"La Naturaleza, al producir sucesivamente todas las especies de animales y comenzando por los más imperfectos ó los más simples, para terminar su obra por los más perfectos, ha complicado gradualmente su organización..."* (Lamarck 1986: 192-193).

Sin embargo, no es fácil determinar el concepto de *"progreso evolutivo"*, y un mismo autor suele entregar ideas aparentemente contradictorias. Según Julian Huxley (1965), existe una gran confusión en relación a este tema. A pesar de que muchos investigadores actuales dicen que deben rechazarse las ideas de *"progreso"*, *"superioridad"* o de *"perfección"* asociadas a la evolución biológica, no solamente las aceptaron los partidarios de la ortogénesis o de la evolución teísta, sino también algunos de los más destacados evolucionistas ortodoxos, como Ernst Haeckel, que pensaba que la evolución conduce inevitablemente a una mayor complejidad. Autores más recientes manifiestan ideas de progreso evolutivo, por ejemplo John Lewis (1968: 23), que escribe: *"Indudablemente, existe un progreso en el desenvolvimiento de la vida en nuestro planeta"*. Charles Devillers y Jean Chalin, escriben: *"La andadura global de la evolución se traduce en un aumento de la complejidad, una complejización estructural y funcional de los organismos, desde las bacterias, las primeras que aparecieron, hasta las formas más elaboradas como los moluscos, los insectos y los vertebrados"* (Devillers y Chaline 1993: 22). Si bien en esta frase no se habla de un proceso unidireccional, y en el mismo texto se asegura que la evolución no se dirige hacia un fin, el texto establece claramente la idea de progreso, de complejización. Theodosius Dobzhansky (1970: 391) afirma *"que ha habido progreso en la evolución es intuitivamente evidente"*, y Ernst Mayr (1998: 214) manifiesta que *"casi todos los darwinistas han percibido un elemento progresivo en la historia de la vida sobre la Tierra..."*. Un texto básico acerca de las Teorías de la Evolución lleva como subtítulo *"Cómo progresa la vida"* (Porro 2002).

Dada la complejidad del tema y los diversos aspectos que pueden considerarse, las ideas de muchos científicos han sido a veces consideradas como favorables o como contrarias a la idea del progreso evolutivo.

Por ejemplo, Burnie (2000) manifiesta que Thomas H. Huxley fue el responsable de la extendida idea de que evolución es sinónimo de progreso, según lo cual el ser humano es su último producto. Sin embargo, Castrodeza (1988) considera a Thomas H. Huxley como ejemplo de los evolucionistas que no aceptan el progreso, y Richards (1998: 170) manifiesta que *"Huxley detestaba la idea de progreso en la naturaleza precisamente porque casi siempre conducía a supuestos acerca del entrometimiento divino en el mundo natural"*. Existen varios conceptos relacionados con la idea de progreso, y un investigador puede estar de acuerdo con determinados aspectos y no con otros, de allí la posible confusión. Se entiende que *"progreso"* implica un cambio prolongado y en sentido positivo. La evolución incluye, por supuesto, cambios prolongados, puede aumentar la complejidad, la organización y la especialización, pero el punto de discusión es bajo qué circunstancias y en qué sentido tales cambios pueden considerarse positivos. Si un cambio evolutivo produce la extinción de una especie, evidentemente el resultado no es positivo para tal especie y es difícil afirmar que pueda serlo para el conjunto de los organismos de su ecosistema. Un aspecto importante se refiere al sentido en el que se produce la evolución. Antiguos filósofos o naturalistas partidarios de la idea de la *"Gran Escala de la Naturaleza"* conceptualizaban a los cambios evolutivos como lineales, unidireccionales y ascendentes, la evolución ocurriría en una sola línea recta, conduciendo a objetivos predeterminados. El lamarquismo suponía el perfeccionamiento independiente de líneas evolutivas sin un origen común. Charles Darwin, en cambio, presentó una sucesiva ramificación de líneas evolutivas a partir de un origen común. Si bien de acuerdo con las ideas de Darwin pueden aceptarse algunos aspectos de *"progreso"* en la evolución biológica, está claro que estas ideas eliminan el concepto de fines trascendentes, es decir fines que tiendan hacia un estado final deseable, como suponían los ortogeneticistas.

Aunque muchos biólogos e historiadores de las ciencias plantean que la concepción ramificada de la evolución biológica excluye la concepción de progreso o perfeccionamiento, ello no es necesariamente así (Richards 1998). El progreso podría darse paralelamente en las diversas líneas evolutivas y producirse un progreso global. Stephen Jay Gould reproduce esquemas de diferentes libros que representan árboles genealógicos. En ellos se entrega una representación objetiva del curso de la evolución biológica y corresponden a un mismo modelo: las ramas se dirigen hacia fuera y arriba, si algunas mueren pronto se equilibran con las divisiones de otras, de modo que la evolución se desarrolla bajo la forma de un embudo o cono que se expande progresivamente (Gould 1991). En ciertos libros encontramos incluso árboles genealógicos aún más claramente finalistas, ya sea muy asimétricos, con ramificaciones progresivamente más cortas en un sentido (por ejemplo, el árbol genealógico de los primates según H. Weinert, reproducido por Wendt 1958: 471, por Schenk 1963: 90 y por Crusafont 1969: 69) o bien excesivamente simétricos y con un eje central que va hacia el ser humano (por ejemplo los esbozos de árboles genealógicos dibujados por Haeckel y reproducidos por Wendt 1958: 300; por Kardong 1999: 21 y por Ruse 2001: 77; o los esquemas de Teilhard de Chardin, 1957: 78, y 1958: 290).

Uno de los fundadores del sinteticismo, Sir Julian Sorell Huxley (1887-1975) fue un decidido partidario del progresionismo. Según Michael Ruse (2001: 113), *"Pero lo anterior, y todo lo demás, empalidecía en comparación con la fuerza principal que motivaba a Huxley: nuestro viejo amigo el progreso. Con la posible excepción de Herbert Spencer, nadie en toda la historia del evolucionismo ha mantenido un progresionismo más apasionado que Julian Huxley. Lo vivía, lo respiraba, hablaba de él y escribió al respecto muy largo y tendido"*. Huxley escribió: *"Las direcciones seguidas en la radiación adaptativa no parece que presenten dificultades al seleccionista, y es difícil comprender por qué han sido consideradas como prueba de ortogénesis no adaptativa e internamente determinada. Cuando son auténticamente funcionales y conducen al mejoramiento en la base mecánica o nerviosa para alguna forma particular de vida, conferirán ventajas a sus poseedores y quedarán bajo la influencia de la selección. Una ligera reflexión mostrará que tal selección continuará empujando al tronco más y más siguiendo una línea del desarrollo hasta que se haya alcanzado un límite"* (Huxley 1965: 470).

Sir Julian Huxley aceptaba el progreso evolutivo como mejoramiento, perfeccionamiento de la organización de los seres vivos que les permite aumentar su intervención sobre el ambiente con independencia de cambios que se operan en tal medio. En su opinión, el progreso evolutivo es un hecho esencial, pero limitado a algunos troncos, contingente, de ninguna manera inevitable (Huxley 1965: 530-551). A partir de la consideración de las diferencias entre los grupos dominantes de animales y sus contemporáneos, en distintas épocas, Julian Huxley, deduce tres grandes tendencias progresivas: adaptación creciente a los aspectos más generales del medio, independencia creciente frente al medio o mayor capacidad de mantener condiciones internas cualquiera sean las externas, y creciente velocidad del cambio evolutivo. J.M. Thoday (en Barnett *et al*. 1966: 186) opina que la debilidad de la opinión de Huxley es definir lo *"progresivo"* de acuerdo a lo que piensa que ha ocurrido en general, incluso aunque no siempre haya sucedido. A veces se afirma que los cambios evolutivos son direccionales o progresivos porque son irreversibles, sin embargo la dirección es mucho más que irreversibilidad, porque por ejemplo los cambios en

las cartas de un naipe barajado al azar son irreversibles, pero no direccionales (Dobzhansky *et al*. 1980: 506).

Hay quienes argumentan que la direccionalidad y el progreso evolutivo pueden objetivarse mediante la determinación del incremento del grado de complejidad, porque existen organismos modernos que son más complejos que otros más antiguos y primitivos, por ejemplo los mamíferos respecto a las bacterias. Este argumento es discutible. Por ejemplo, evidentemente un mamífero tiene un alto número de células eucarióticas con diversas formas de especialización, organizadas en tejidos, órganos, aparatos y sistemas; en cambio una bacteria es una sola célula procariótica. Sin embargo, en su fisiología y metabolismo celular, las bacterias tienen una maquinaria bioquímica más compleja que las células de los mamíferos, siendo capaces de efectuar numerosas vías de síntesis de substancias que no pueden realizar estos últimos (Lewontin 1968: 204).

Debido a que los huéspedes solucionan muchas necesidades fisiológicas de los parásitos y a que éstos viven en condiciones uniformes, la evolución que lleva hacia la especialización de la vida parasitaria obligada produce procesos regresivos que en general simplifican la estructura corporal en lugar de hacerla más compleja: los órganos locomotores y sensoriales se reducen o desaparecen, el sistema nervioso se simplifica; en el caso de los endoparásitos, especialmente los que viven en el intestino del huésped, se pierden las estructuras digestivas al especializarse en absorben los nutrientes a través del tegumento (Dobzhansky1970; Ruppert y Barnes 1996; Díaz y Santos 1998). Un caso típico es la saculina, especie de saco amorfo relleno de productos sexuales que se engancha al abdomen de los cangrejos, cuya larva permite reconocer que se trata de un crustáceo cirrípedo, emparentado con los percebes, fuertemente simplificado (Devillers y Chaline 1993). Pero tampoco podemos asegurar que la evolución en grupos de parásitos sea absolutamente regresiva: dada las dificultades de localizar y parasitar a nuevos huéspedes, la evolución del parasitismo generalmente incrementa la complejidad de los ciclos reproductivos (Parker *et al*. 2003), muchas veces con diversidad de formas larvarias, y se especializa el aparato reproductor, desarrollando variadas estructuras y produciendo una alta cantidad de gametos. También pueden evolucionar estructuras que facilitan la fijación, tales como ventosas y ganchos, y especializaciones tegumentarias que protegen de los jugos digestivos y las defensas inmunitarias del huésped. En estos casos se produce simultáneamente una evolución regresiva y una evolución progresiva. Se ha propuesto considerar al parásito obligado como parte de una unidad evolutiva formada por el conjunto parásito-huésped, la que evoluciona en forma progresiva (Castrodeza 1988: 98).

A menudo se afirma que el ser humano representa *"la cima de la evolución"*, que es el *"organismo superior"* o *"el más evolucionado"*, ya sea por su tecnología, su lenguaje o su inteligencia. Por ejemplo, Emil Zuckerkandl (1976: 387) expresa respecto al hombre: *"es en algún sentido el más evolucionado, a pesar de esos hipocondríacos filósofos que niegan que este enunciado pueda ser objetivo"*. Julian Huxley, escribe: *"En cada época geológica de la que tenemos conocimiento, hubo tipos a los que podía considerarse dominantes biológicamente... hoy existe acuerdo general en el sentido de que el hombre es el único tipo que merece ese título... Así, la biología reinstala al hombre en una posición análoga a la que le confirió la teología, la del Señor de la Creación"* (Huxley 1967: 10-11). *"El hombre representa la culminación de ese proceso de evolución orgánica que se ha desarrollado en este planeta durante más de mil millones de años. Pero este proceso, por cruel y agotador que haya podido ser, y por numerosos que hayan podido ser los callejones sin salida a los que llevó, es también progresivo en un aspecto. El hombre se ha convertido en el único representante de la vida en ese aspecto progresista, y en el único fideicomisario del progreso futuro"* (Huxley 1967: 34).

Muchos biólogos no concuerdan con la posición señalada y critican que se ha partido de la premisa de que el ser humano es la culminación de la evolución, para luego buscar los rasgos que justifiquen tal aseveración. Para un pulpo inteligente *"probablemente un ser de ocho brazos probablemente sería más perfecto que uno de dos"* (Margulis y Sagan 1996: 124). Gustavo Barja de Quiroga (1993) comenta que la inteligencia no es un criterio objetivo, de lo contrario podría esperarse que las medusas se hubiesen extinguido, debido a su *"estupidez"* casi absoluta. Argumenta que si se selecciona una serie de características diversas como criterio de progreso, las especies que hubiese que considerar *"reyes de la creación"* serían igualmente diversas: el guepardo por su velocidad en tierra, ciertos moluscos por su capacidad de contracción muscular sostenida, los insectos por su tasa metabólica, etc. Michael T. Ghiselin (1983: 89) comenta: *"Aunque con relación al pájaro el hombre tiene una capacidad "mejor" para razonar, y quizás unas costumbres menos despilfarradoras al criar su descendencia, es inconfundiblemente inferior en la estructura de sus pulmones y otros muchos órganos. Pero, para complicar el problema, hay que observar que las aves "necesitan" pulmones especialmente efectivos debido a las demandas de oxígeno impuestas por el vuelo"*. Análogamente, si comparamos a los seres humanos con los caballos y a ambos con los mamíferos ancestrales comunes (los últimos antepasados comunes que divergieron en algún momento hacia primates y perisodáctilos), podemos concluir que nuestro cerebro ha experimentado transformaciones mucho mayores, pero nuestras extremidades siguen manteniendo la estructura básica con cinco dedos y apoyo plantar

(plantigradía), mientras en el mismo tiempo los miembros de caballos y especies similares se han modificado enormemente, reduciendo el número de dedos y apoyándose sobre el extremo del dedo medio (unguligradía). En otras palabras, la transformación de cada órgano es independiente, la evolución se produce *"en mosaico"* y es absurdo hacer un cálculo de *"perfección"* promediando el conjunto de todas las estructuras, que tienen cualidades no comparables entre sí. Por otra parte, a quienes aseguran que el ser humano es la culminación de la evolución, se les ha replicado que en tal caso habría que concluir que el pináculo evolutivo está representado por el *Pediculus humanus*, el piojo corporal adaptado a vivir exclusivamente sobre el ser humano! (Coyne 2001).

Para evitar caer en la subjetividad, Barja de Quiroga sugiere considerar como criterios objetivos de progreso alguna característica que en la mayoría de los grupos de organismos haya tendido a aumentar evolutivamente, y propone cuatro de ellas (Barja de Quiroga 1993): aumento de la biomasa, aumento de la diversidad de especies, aumento del número de individuos y ocupación de habitats distintos. Aplicando cualquiera de estos criterios la especie humana, o los mamíferos, grupo al que pertenecemos, no ocupa algún lugar especial entre los seres vivos de nuestro planeta.

Para estimar si se ha producido progreso debe conocerse la antigüedad de los distintos grupos, pero no hay forma de inferir lógicamente el mayor o menor tiempo de aparición de los organismos actuales que viven exitosamente en medios diferentes y exclusivos. Por otra parte, no se puede establecer objetivamente a qué nivel taxonómico debe considerarse la antigüedad de un determinado tipo de organismo. Por ejemplo, respecto a la antigüedad del ser humano, ¿hay que considerar la aparición de la especie *Homo sapiens*, la del género *Homo* o la de la subfamilia Homininae? ¿Cómo saber si hay equivalencia real entre los mismos niveles taxonómicos en organismos de distintos grupos? Hay que considerar que las atribuciones de las agrupaciones de organismos a determinados niveles taxonómicos son en gran medida convencionales, puesto que diversos especialistas manifiestan opiniones diferentes respecto a los integrantes de un mismo grupo taxonómico.

De acuerdo con una opinión, la direccionalidad evolutiva podría deducirse del incremento paulatino de la información genética. Sin embargo, este planteamiento es altamente especulativo. En primer lugar, no todo al ADN celular es informativo y no hay forma de apreciar cuánta es la cantidad real de información contenida en una molécula de ADN. La cantidad de ADN varía entre organismos de un mismo grupo taxonómico, e incluso en células diferentes de un mismo organismo, y se relaciona con la capacidad de síntesis proteica. Diversos genes pueden encontrarse en distinta cantidad de copias, según si la proteína codificada es más o menos abundante, y proteínas diferentes pueden requerir segmentos mayores o menores de ADN para su codificación. ¿Quién puede decir si una u otra proteína de un organismo es "superior" a la de otro, lo cual se refleja en genes diferentes? Aplicando este criterio, los organismos poliploides serían "superiores" a los diploides de la misma especie, y los individuos con síndrome de Down por trisomía 21 "superiores" a los normales.

Otra medida de direccionalidad evolutiva que se ha propuesto es la tendencia hacia una mayor homeostasis, a mantener condiciones internas constantes aunque existan perturbaciones externas. De acuerdo con este planteamiento, la evolución biológica tendería al equilibrio, de modo que, por ejemplo, los mamíferos y las aves lograrían cierta independencia respecto a los cambios ambientales de temperatura mediante la endotermia y la homeotermia. En relación a esto se plantea que los organismos que pueden regular su temperatura interna son más independientes de los cambios ambientales que quienes no pueden hacerlo, y la evolución biológica tendería a producir esta independencia. Sin embargo, comparando la fisiología animal de distintos organismos, Gustavo Barja de Quiroga (1993) concluye que la ectotermia y la endotermia son simplemente formas diferentes de solucionar un problema, sin que sea objetivo calificarlas de "inferior" o "superior". Respecto a fuentes de energía y nutrientes, los organismos autótrofos son más independientes que los heterótrofos, y respecto al oxígeno ambiental las bacterias aerobias facultativas tienen mayor independencia que los anaerobios y que aerobios estrictos. Si se amplía el concepto de la homeostasis a la posición de los organismos dentro de los ecosistemas, se concluye que los equilibrios naturales solamente son estables dentro de un determinado marco espacio-temporal. Los ecosistemas, al igual que las especies, se extinguen y son reemplazados, no existe ningún parámetro objetivo para asegurar que la homeostasis de comunidades pasadas fuese menor que la de las actuales.

En las secuencias de fósiles pueden encontrarse *"tendencias evolutivas"*, que corresponden a cambios persistentes en una cierta característica en los miembros de una determinada línea evolutiva. Para verificar si los cambios corresponden a una tendencia real y no el efecto del azar, existen tests probabilísticos de análisis de tendencias. Se han formulado varias *"leyes"* paleontológicas sobre la base de estas supuestas tendencias, por ejemplo la ley de Cope del aumento del tamaño corporal, la ley de Dollo o de la irreversibilidad evolutiva, la ley de Déperet o de la especialización progresiva, la ley de Williston o de la disminución del número y especialización de las partes. La *"ley de Cope"*, según la cual las especies de diferentes grupos tienden a crecer gradualmente,

es el ejemplo mejor conocido. Edward Drinker Cope no formuló explícitamente la regla que lleva su nombre, pero la demostró en varios grupos de mamíferos. Mas tarde se comprobó en otros vertebrados y en invertebrados, tales como cefalópodos, caracoles, equinodermos, foraminíferos (Newell 1949), sin embargo existen muchas excepciones (Simpson 1985; Ridley 1987). Esta supuesta "ley" se aplica aproximadamente a dos tercios de los casos, y aparentemente sus defensores han seleccionado los casos que se ajustan a ella. Por ejemplo, en el conocido caso de la evolución de los équidos, desde *Eohippus a Equus*, según Simpson el aumento de tamaño no ocurrió en absoluto durante el primer tercio de la historia del grupo, se produjo irregularmente a distintas velocidades y en distintos grados, en uno de los linajes se produjo una tendencia hacia el mayor tamaño durante unos 30 millones de años, seguida por una tendencia a la reducción de tamaño en los 10 millones de años siguientes (Simpson 1967: 166, 177) y la disminución de la talla se produjo al menos en tres líneas evolutivas (*Archaeohippus, Nannipus, Calippus*) dentro de la misma familia (Simpson 1961: 46-47).

Como tendencia general, la "ley" de Cope puede tener cierta validez, porque la selección natural puede favorecer el aumento de la talla. Por ejemplo, los individuos de mayor tamaño de una determinada especie tendrían más posibilidades de vencer a sus conespecíficos más pequeños en la competencia por una pareja sexual, los depredadores más grandes tienen mayor éxito en general en capturar a sus presas y los herbívoros mayores están en general mejor protegidos ("duelo cañón-coraza"), organismos mayores podrían tener cerebros más grandes, podrían vivir más tiempo, o en el caso de las hembras colocar mayor número de huevos o tener mayor número de crías; los organismos homeotermos de mayor tamaño irradian menos calor, por lo tanto tienen proporcionalmente necesidades de alimentación más reducidas (Padoa 1963; Rosset, en Delaunay *et al*. 1969; Jacobs, en Querner *et al*. 1971; Stanley 1986; Ridley 1987). Sin embargo, el gigantismo también presenta inconvenientes: los animales más grandes requieren mayor espacio vital, en ciertos organismos la fecundidad es inversamente proporcional a la talla, la velocidad evolutiva está en función del número de las generaciones que se suceden y las condiciones mecánicas son más estrictas para organismos de talla grande (Rosset, en Delaunay *et al*. 1969).

Como la selección natural actúa en relación con las condiciones ambientales, en algunos casos es más importante uno de los factores mencionados, en otros casos es mas decisivo otro, de modo que en ciertas condiciones se puede favorecer el aumento de tamaño, en cambio en otras condiciones puede llevar a su disminución. Por ejemplo, las pulgas de agua y otros crustáceos similares de agua dulce forman parte del plancton que es consumido por muchos peces. Los peces prefieren a los bocados más grandes, que pueden ver mejor, de manera que los animales planctónicos grandes son seleccionados negativamente. Pero en laboratorio se ha concluido que los ejemplares de crustáceos mayores producen una mayor cantidad de crías que los más pequeños. Existen dos presiones selectivas opuestas, de modo que en los lagos pobres en peces predominan las formas planctónicas grandes, en cambio en los que tienen abundancia de peces hay mayor abundancia de formas planctónicas pequeñas (Jacobs, en Querner *et al*. 1971). En ambientes terrestres con pastizales sometidos a sequías temporales, la escasa hierba puede mantener a poblaciones de roedores pequeños, que requieren poco alimento. Al finalizar la sequía y el alimento abunda, los ejemplares sobrevivientes se reproducen rápidamente y la población se recupera. En cambio, los grandes mamíferos requieren abundante alimento, de modo que en los períodos de sequía o emigran o mueren, y dado que tienen típicamente ciclos vitales largos asociados a fases juveniles prolongadas, sus poblaciones se recuperan con mayor lentitud, de manera que la selección natural en esas condiciones ambientales favorece a los mamíferos pequeños (Kardong 1999).

La interacción entre los factores ambientales y las características de los organismos sobre la evolución de las dimensiones corporales puede demostrarse claramente en las poblaciones insulares (Farb 1966: 59; Blondel 1985: 163; McMahon y Bonner 1986: 12-14; Quammen 1997: 153-180). En islas oceánicas suelen existir reptiles de grandes dimensiones, a veces considerados gigantes, como las tortugas *Geochelone elephantopus* de Galápagos, las tortugas gigantes *Geochelone gigantea* de Aldabra, en el océano Índico, las iguanas terrestres (*Conolophus subcristatus, Conolophus pallidus*) y marinas (*Amblyrhynchus cristatus*) de Islas Galápagos y los "dragones" (*Varanus komodoensis*) de tres metros, de Komodo e islas vecinas (Rinca, Gilimotang, Flores). Otros reptiles insulares mayores que las especies emparentadas continentales son el escinco gigante (*Macroscincus cocteani*) de las Islas del Cabo Verde, el escinco de Telfair (*Leiolepisma telfairii*), de Isla Redonda; el escinco gigante de Bocout (*Riopa bocourti*), de Nueva Caledonia, el mayor geco del mundo, *Rhacodactylus leachianus*, de Nueva Caledonia y otro geco grande, el geco diurno de Gunther (*Phelsuma guntheri*), de la Isla Redonda. Durante el Pleistoceno, existió en Australia el *Megalania prisca*, lagarto emparentado con el dragón de Komodo, pero mayor aún, pues alcanzaba seis metros de longitud.

Hay varias explicaciones para el gigantismo de los reptiles insulares. Se trata de animales que tienen un bajo metabolismo y crecen continuamente durante toda su vida, y en las islas, en ausencia de competidores y de mamíferos

grandes, disponen de abundante alimento. Los ejemplares mayores pueden alcanzar y tragar mayor diversidad de alimentos, por lo tanto pueden producir mayor número de huevos o crías y disponer de mayores reservas de grasas, lo cual le permite sobrevivir mejor en las malas temporadas. Como en las islas no tienen depredadores, no necesitan ocultarse ni ser veloces para protegerse, además es posible que en otros sitios los depredadores capturen a los ejemplares de mayor tamaño, limitando sus dimensiones cuando hay fuerte depredación, lo cual no ocurre en las islas. Por lo tanto, sometidos los reptiles a estas condiciones particulares, la selección natural favorece a los individuos más grandes y hace que muchas especies evolucionen hacia el gigantismo.

El caso de los mamíferos es diferente. Tienen mayores necesidades de alimentación que los reptiles y su crecimiento es más limitado. Los grandes mamíferos difícilmente pueden arribar a las islas oceánicas. En las islas continentales, los mamíferos que se encontraban cuando la isla formaba parte del continente, al quedar aislados comenzaron a disponer de escaso alimento. Por lo tanto, la selección natural favoreció generalmente la tendencia a disminuir sus dimensiones. Tal es el caso, por ejemplo, de los actualmente extintos elefantes de las islas mediterráneas (*Elephas melitensis, Elephas falconeri*), los extintos mamuts enanos de la isla de Santa Rosa, frente a California (*Mammuthus exilis*) y de la isla de Cerdeña (*Mammuthus lamarmorae*), el hombre de la isla Flores (*Homo floresiensis*), el hipopótamo enano de Chipre (*Hippopotamus minutus*) y el hipopótamo pigmeo de Madagascar (*Hippopotamus lemerlei*), también extintos, los búfalos enanos de la isla de Mindoro (*Anoa mindorensis*) y de la isla Célebes (*Anoa depressicornis*), los ciervos de cola blanca de los Cayos de Florida (*Odocoileus virginianus clavium*), los ciervos sika (*Cervus nippon*) del Japón, la subespecie corsa del ciervo rojo (*Cervus elaphus*), la pequeña raza de renos (*Rangifer tarandus*) de Spitzberg y los tigres de Sumatra, Java y Bali (*Panthera tigris javanica*). En las islas Santa Catalina y Santa Bárbara, en la costa de California, se encuentra la subespecie más pequeña del zorro gris norteamericano (*Urocyon littoralis catalinae*). El caballo (*Equus caballus*), introducido por el hombre, ha formado razas enanas en la isla Sable, Japón, Cerdeña, Islandia y las islas Shetland. Hace unos 100.000 años, debido al ascenso del nivel del mar, quedó aislada una población del alce europeo (*Alces alces*) en la isla de Jersey, en el canal de la Mancha. Tras unos 6.000 años, la isla se conectó nuevamente a la costa y los alces se habían reducido hasta las dimensiones de un perro grande (Boyd y Silk, 2001). Estas tendencias hacia el gigantismo y el enanismo no son, por supuesto absolutas, y pueden encontrarse excepciones. Debido a las reducidas dimensiones de las poblaciones insulares influye fuertemente sobre ellas la deriva génica, que induce cambios no adaptativos al azar, lo cual también podría llevar a favorecer tanto el gigantismo como al enanismo.

La evolución del tamaño corporal, hacia el enanismo o hacia el gigantismo, puede ocurrir mediante desfases cronológicas del desarrollo, fenómenos en los cuales el desarrollo puede acelerarse o retrasarse, debido a que la selección natural favorece mutaciones en genes que controlan el desarrollo embrionario. En la progénesis o pedogénesis aparece precozmente la madurez sexual, el desarrollo se detiene y se forman adultos con forma y tamaño juveniles. En la hipermorfosis o gerontomorfismo, por el contrario, la madurez sexual se retrasa y el cuerpo continúa creciendo, obteniéndose una morfología hiperadulta y un tamaño mayor (Maynard Smith 1962: 267-276; Futuyma 1979: 172-174; Dommergues *et al*. 1986; Devillers y Chaline 1993: 189-193). Cada vez hay mayores evidencias que estos procesos intervinieron en la evolución de la especie humana (De Beer 1958; Montagu 1962; Chaline 1997: 103-108), lo cual explica por qué una diferencia mínima a nivel genético respecto a los chimpancés y gorilas ha producido una divergencia tan grande a nivel estructural. Si se toma al chimpancé común como referencia, el chimpancé enano o bonobo presenta progénesis y el gorila tendencia hipermórfica (Devillers y Chaline 1993). Desde un ancestro común, ramas de descendiente mantuvieron más o menos sus dimensiones originales, mientras otras se redujeron de tamaño y otras aumentaron sus dimensiones. De modo que en este caso no se cumple la "ley" de Cope.

George Gaylord Simpson ha analizado en qué secuencias paleontológicas, durante cuánto tiempo, y de qué tipo ha existido progreso (Simpson 1961: 173-196). Entre los criterios señala la dominancia, la invasión de nuevos hábitats, la substitución, los mejoramientos adaptativos, la adaptabilidad y posibilidades de un progreso posterior, la mayor especialización, el control sobre el ambiente, la complejidad estructural, el incremento en la energía o en el nivel de los procesos vitales y el incremento en el margen y variedad de ajustes respecto al ambiente. En cualquiera de estos sentidos, la selección natural puede producir algún progreso continuo en determinadas secuencias evolutivas y durante un tiempo específico (ortoselección, en lugar de la supuesta ortogénesis). George G. Simpson comenta: *"Cualquiera sea el criterio elegido, la historia de la vida nos proveerá con seguridad de ejemplos, no solo de progreso, sino también de regresión o degeneración"* (1961: 174), y añade:*"En resumen, la evolución no está invariablemente acompañada del progreso ni parece que éste sea una de sus características esenciales. En la evolución se halla progreso, pero éste no constituye su fundamento"* (1961: 196).

Otro paleontólogo, Jordi Agustí (1994: 83-101; 2002: 117-138) analiza las tendencias evolutivas en varios

grupos, por ejemplo señala que en roedores frecuentemente se produce aumento de talla corporal, altura de la corona dentaria, homogeneización de la morfología dentaria y pérdida de raíces. Concluye que el progreso evolutivo existe y que en su origen podrían encontrarse uno o más de los siguientes mecanismos explicativos propuestos: ortogénesis, ortoselección, gradualismo puntuado o efecto Reina Roja. De ellos, solamente la ortogénesis en su versión original ingenua correspondía a posiciones finalistas teleológicas, la versión actualizada de la misma supone la existencia de limitaciones (constricciones) del desarrollo, y al igual que las otras explicaciones no implica suponer la existencia de fuerzas internas sobrenaturales ni desconocidas.

Se ha señalado la posible existencia de una "inercia" evolutiva, no demostrada, lo cual significaría que habría mayor probabilidad de que las mutaciones se produzcan en la misma dirección que la mutación anterior (Maynard Smith 1979: 89). Steven M. Stanley (1986: 221-230) propuso la idea de la *"selección de especies"* a favor de las más longevas y con mayor capacidad de especiación. En este caso las especies formadas por individuos de mayores dimensiones originan nuevas especies a mayor velocidad que las formadas por organismos menores, lo cual podría deberse a diferencias en las pautas de distribución de los individuos, que influyen en la especiación.

Sin embargo, cualquier *"tendencia evolutiva"* es parcial, no aplicable a todos los seres vivos, y es discutible que pueda afirmarse que exista realmente un *"progreso evolutivo"*, como suponen los planteamientos teleológicos, porque para que exista progreso debe existir un mejoramiento (de lo inferior a lo superior, de lo más imperfecto a lo más perfecto), por lo tanto se debe emitir un juicio de valor acerca de lo que es mejor o peor para el organismo. Cualquiera sea la forma en que se pretenda medir la superioridad de un organismo en relación a otro, el intento está condenado al fracaso porque los diferentes linajes evolutivos de organismos han cambiado de diferentes formas y los diversos sistemas orgánicos de un mismo tipo de organismos se han modificado de diferentes maneras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUSTÍ, J.

1994 La evolución y sus metáforas. Una perspectiva paleobiológica. Tusquets, Barcelona, 211 pp.

AGUSTÍ, J.

2002 El secret de Darwin. Rubes Editorial, Barcelona, 141 pp.

BARJA DE QUIROGA, G.

1993 Fisiología animal y evolución. Akal, Madrid, 133 pp.

BARNETT, S.A., C.H. WADDINGTON, T. DOBZHANSKY, D. MICHIE, G. DE BEER, J. MAYNARD SMITH, D.G. MACRAE, J.M. THODAY y R.D. DAICHES

1966 Un siglo después de Darwin. 1. La evolución. Alianza, Madrid, 248 p.

BAUERMANN, B., J. MÜLLER, M. C. BORTOLINI y V. MELO CARDOSO

1989 O encino de Biología. Numa perspectiva evolucionista. Revista de Encino de Ciencias 23:52-53.

BIZZO, N.M.V.

1994 From Down House landlord to Brazilian high school students: What has happened to evolutionary knowledge on the way? Journal of Research in Science Teaching. 31(5):537-556.

BLONDEL, J.

1985 Biogeografía y ecología. Editorial Academia, León, 190 pp.

BOWLER, P.J.

1985 El eclipse del darwinismo. Labor, Barcelona, 284 pp.

BOWLER, P.J.

1995 Charles Darwin. El hombre y su influencia. Alianza, Madrid, 271 pp.

BOYD, R. y J.B. SILK

2001 Cómo evolucionaron los humanos. Editorial Ariel, Barcelona, 624 p.

BURNIE, D.

2000 ¿Qué sabes de evolución? Ediciones B. S.A., Barcelona, 192 pp.

CASTRODEZA, C.
1988 Ortodoxia darwiniana y progreso biológico. Alianza, Madrid, 214 pp.
CHALINE, J.
1997 Del simio al hombre. Una familia poco común. Akal S.A., Madrid, 179 pp.
COYNE, J.
2001 Creationism by Stealth. Nature 410:745-746.
CRUSAFONT, M.
1969 El fenómeno vital. Editorial Labor, Barcelona, 142 pp.
DARWIN, C.
1977 El origen de las especies. Edaf, Madrid, 533 pp.
DE BEER, G.
1958 Embryos and ancestors. 3a. Ed. Clarendon Press, Oxford, 197 pp.
DE CHARDIN, T.
1957 El grupo zoológico humano. Taurus, Madrid, 137 pp.
DE CHARDIN, T.
1958 La aparición del hombre. Taurus, Madrid, 346 pp.
DE LA GÁNDARA, M. y M.J. GIL
1995 El lenguaje oculto en los libros de texto. Ejemplo "El caso de la adaptación de los seres vivos" (2° ciclo ESO). Aula 43:35-39.
DELAUNAY, A., R.M. MAY, L. FAGE, H. HOESTLANDT, J. ROSSET, J. LECOMTE, R. MOUTERDE, J. PIVETEAU, A. DELATTRE, R. FENART, M.H. ALIMEN, F.M. BERGOUNIOUX, G. MICHEL, y J. LEDERBERG
1969 La aparición de la vida y del hombre. Guadarrama, Madrid, 295 p.
DEVILLERS, C. y J. CHALINE
1993 La teoría de la Evolución. Akal, Madrid, 383 pp.
DÍAZ, J. A. y T. SANTOS
1998 Zoología. Aproximación evolutiva a la diversidad y organización de los animales. Editorial Síntesis, Madrid, 223 pp.
DOBZHANSKY, T.
1970 Genetics and the Evolutionary Process. Columbia University Press, New York, 364 pp.
DOBZHANSKY, T., F.J. AYALA, G.L. STEBBINS y J.W. VALENTINE
1980 Evolución. Omega, Barcelona, 558 pp.
DOMÉNECH, J.L.
1999 Evolución regresiva del Homo sapiens. Una nueva hipótesis evolutiva (autoedición), Oviedo, Asturias, 231 pp.
DOMMERGUES, J.L.; B. DAVID y D. MARCHAND
1986 Les relations ontogenese-phylogenese: applications paléontologiques. Géobios 19(3):335-356.
FARB, P.
1966 Ecología. Time-Life, México D. F., 192 pp.
FUTUYMA, D.J.
1979 Evolutionary Biology. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts, 565 pp.
GHISELIN, M.T.
1983 El triunfo de Darwin. Cátedra, Madrid, 278 pp.
GONZÁLEZ, F. y M. TAMAYO
2000 Sobre el origen de los conocimientos previos en biología: elementos comunes entre el alumnado y los

libros de texto. Revista de Educación de la Universidad de Granada 13:199-215.
GOULD, S.J.
1983 Desde Darwin. Reflexiones sobre historia natural. Hermann Blume, Madrid, 313 pp.
GOULD, S.J.
1991 La vida maravillosa. Crítica, Barcelona, 357 pp.
GRAU, R. y J. DE MANUEL
2002 Enseñar y aprender evolución: una apasionante carrera de obstáculos. Alambique 32:56-64.
HARRIS, C.L.
1985 Evolución. Génesis y revelaciones. Hermann Blume, Madrid, 455 pp.
HUXLEY, J.
1965 La Evolución. Síntesis moderna. Losada, Buenos Aires, 593 pp.
HUXLEY, J.
1967 La originalidad del hombre. Ediciones Siglo Veinte, Buenos Aires, 207 pp.
KARDONG, K.V.
1999 Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, 732 pp.
LAMARCK, J.B.
1986 Filosofía zoológica. Alta Fulla, Barcelona, 261 pp.
LEWIS, J.
1968 Hombre y evolución. Grijalbo, México D. F., 156 pp.
LEWONTIN, R.C.
1968 The Concept of Evolution, Vol. V, Pp. 202-210, en D.L. Sills (Comp.), International Encyclopaedia of the Social Sciences, Macmillan Co. & Free Press.
LOBO, F.
1975 La evolución de las especies. Salvat, Barcelona, 143 pp.
MARGULIS, L. y D. SAGAN
1996 ¿Qué es la Vida? Tusquets, Barcelona, 207 pp.
MAYNARD SMITH, J.
1962 La théorie de l'Évolution. Payot, Paris, 310 pp.
MAYNARD SMITH, J.
1979 Acerca de la evolución. H.Blume, Madrid, 136 pp.
MAYR, E.
1998 Así es la Biología. Debate, Madrid, 326 pp.
MCMAHON, T.A. y J.T. BONNER
1986 Tamaño y Vida. Prensa Científica, Editorial Labor, Barcelona, 255 pp.
MILNER, R.
1995 Diccionario de la evolución. Biblograf, Barcelona, 684 pp.
PORRO, M.
2002 Teorías de la Evolución. Cómo progresa la vida. Longseller, Buenos Aires, 111 pp.
MONTAGU, M.F.A.
1962 Time, morphology and neoteny in the evolution of man. Pp. 324-342, En M. F. A. Montagu (Edit.), Culture and the Evolution of Man, Oxford University Press, New York, 376 pp.
NEWELL, N.D.
1949 Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. Evolution 3:103-124.
PADOA, E.
1963 Historia de la Vida sobre la Tierra. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires, 302 pp.

PARKER, G.A., J.C. CHUBB; M.A. BALL y G.N. ROBERTS
2003 Evolution of complex life cycles in helminth parasites. Nature 425, 480 – 484
PRENANT, M.
1940 Darwin. Un hombre y una época. Quetzal, Méxio D. F., 147 pp.
QUAMMEN, D.
1997 The song of the Dodo. Touchstone, Simon & Schuster, New York, 702 pp.
QUERNER, H., H. HOLDER, A. EGELHAAF, J. JACOBS, y G. HEBERER
1971 Del origen de las Especies. Alianza Editorial, Madrid, 193 pp. CITA CON TODOS LOS AUTORES
QUEROL, M.A.
2001 Adán y Darwin. Síntesis, Madrid, 366 pp.
RICHARDS, R.J.
1998 El significado de la evolución. Alianza, Madrid, 230 pp.
RIDLEY, M.
1987 La evolución y sus problemas. Pirámide, Madrid, 191 pp.
RUDOLPH, J.L. y J. STEWART
1998 Evolution and the Nature of Science: On the Historical Discord and its Implications for Education. Journal of Research in Science Teaching 35(10):1069-1089.
RUPPERT, E.E. y R.D. BARNES
1996 Zoología de los Invertebrados. Sexta Edición. McGraw-Hill Interamericana, México. D. F. , 1.114 pp.
RUSE, M.
2001 El misterio de los misterios. Tusquets, Barcelona, 320 pp.
SCHENK, G.
El hombre. Su pasado, su presente, su futuro. Ediciones Daimon, Barcelona, 256 pp.
SIMPSON, G.G.
1961 El sentido de la evolución. Eudeba, Bs. Aires, 319 pp.
SIMPSON, G.G.
1967 La vida en el pasado. Alianza, Madrid, 239 pp.
SIMPSON, G.G.
1985 Fósiles e historia de la Vida. Prensa Científica, Editorial Labor, Barcelona, 240 pp.
SMITH, C.U.M.
1977 El problema de la vida. Alianza, Madrid, 448 pp.
STANLEY, S.M.
1986 El nuevo cómputo de la evolución. Siglo XXI Editores, Madrid, 273 pp.
STRICKBERGER, M.W.
1993 Evolución. Omega, Barcelona, 573 pp.
WENDT, H.
1958 Tras las huellas de Adán. Ed. Noguer, Madrid, 572 pp.
ZUCKERKANDL, E.
1976 Programs of gene action and progressive evolution. Pp. 387-443, En M. Goodman y R. F. Tashian (Compil.), Molecular anthropology, Phenum Press, New York-London, 466 pp.

Contribución recibida: 01-sep-2009.
Contibución aceptada: 10-sep-2009.